干旱区地理
ARID LAND GEOGRAPHY

荒漠黑果枸杞化学计量特征对氮磷添加比例和水平的响应

李金霞， 陈年来， 孙小妹， 李发奎， 郁洁汝
（甘肃农业大学资源与环境学院，甘肃 兰州 730070）

摘 要：植物化学计量特征对阐明生物地球化学及生态过程对全球变化的响应至关重要。研究不同氮磷(N、P)添加处理对荒漠植物生态化学计量特征的影响，可从化学计量的角度理解植物对环境变化的响应，为预测全球变化背景下植物和营养元素的相互作用提供思路。以黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)为材料，设置3个氮磷添加量和比例，通过大田试验研究了黑果枸杞C:N:P化学计量特征对氮磷添加的响应，比较分析了器官间的化学计量特征。结果表明：(1) 氮磷添加对黑果枸杞不同器官碳(C)含量的影响较小，随氮磷添加量的增加，细根N含量显著增大；随氮磷添加比例的提高，非根器官N含量显著增加，根系P含量显著降低；氮磷添加比例和添加量的交互效应显著影响了根系和果实N、P含量及茎P含量。(2) 低氮磷添加比处理降低了器官碳磷比(C/P)，提高了碳氮比(C/N)，而高氮磷添加比处理与之相反，各器官氮磷比(N/P)维持在相对稳定的水平，黑果枸杞通过调整养分保存策略以保守的养分利用方式抵消环境元素化学计量的变化。(3) 黑果枸杞化学计量特征体现出器官功能差异性，叶片N含量和N/P显著高于其他器官，茎C/N最高，粗根C含量和C/P最高，细根N、P含量和N/P较高，果实P含量最高。相对于C，代谢活跃器官(叶、细根、果实)比非代谢活跃器官(茎、粗根)需要更多的N和P。研究结果有助于更好地从元素与植物功能的角度理解荒漠植物化学计量特征对氮磷添加的响应。

关 键 词：化学计量特征；氮磷添加量；氮磷添加比例；黑果枸杞
文章编号：

碳(C)、氮(N)和磷(P)是用于构建植物体和驱动代谢过程的最重要元素[1]。N、P作为植物生长的必须养分，决定了光合C固定和细胞生物合成等关键生理过程[2]，通常成为初级生产的限制元素[3]。植物组织中N、P养分含量以及组织浓度的比率反映了植物生长过程中C固定和养分吸收的平衡，对初级生产和物质循环等基本生态过程具有重要意义[4]，在植物性能维护和特定生境的适应中起重要作用[5]。C:N:P化学计量通过影响凋落物分解，N_2固定，物种多样性和环境胁迫耐受性等重要的生态过程在生态系统结构和功能中起重要作用。全球大气氮沉降的增加影响了生物地球化学循环，特别是陆地生态系统的C、N、P循环[6]，而生态系统养分循环的改变可能导致植物-土壤系统中C:N:P化学计量的变化[7]。反过来，植物地上器官和根系化学计量的灵活性可能会通过改变植物生理活性，影响自然生态系统中物质循环的方式及生态系统的组成，结构和功能[8]。植物对氮添加和气候变化等其他环境影响的反应将通过C、N、P元素的变化去介导，但是氮添加改变植物器官化学计量的机制尚不清楚，对植物生长过程和机理的理解也是有限的。

植物对特定元素的代谢需求受环境供应和生物应激因素的影响[9]，大量研究将植物与土壤养分浓度相关联，以植物的C:N:P化学计量关系推断土

收稿日期：2021-01-05； **修订日期**：2021-08-07
基金项目：甘肃农业大学科技创新基金项目(学科建设专项基金)(GSAU-XKJS-2018-213)资助
作者简介：李金霞(1985-)，女，讲师，主要从事植物生态学研究. E-mail: lijinxia10000@163.com
通讯作者：陈年来(1962-)，男，教授，主要从事植物生态学研究. E-mail: chennl@gsau.edu.cn

壤养分限制及植物对环境变化的响应[10]，表征植物的生存策略[11]。到目前为止，大多数植物化学计量与环境条件相关的研究只关注整个植物或叶片的化学计量[12]。Kerkhoff等[13]基于全球数据库分析了1287种种子植物根、茎、叶和生殖器官的N、P含量，发现木本和草本类群在N、P含量及氮磷比(N/P)之间存在差异，这种差异在根和茎中比在叶片和生殖结构中更为明显。另外，植物器官间的元素组成差异较大[14]，植物组织分化为根、茎、叶和果实的同时意味着其功能的特殊化，器官之间的C:N:P比率也会根据功能(光合作用，支持结构，储存，繁殖)而不同，含有高比例叶绿体的叶片每单位干重通常比茎或根含有更多的N，并且具有高的N/P[15]，繁殖结构通常比营养结构的N/P低，N、P浓度较高[16]。与叶相比，茎和根中的营养成分具有不同的功能，并且具有更长的寿命，预计将更能代表环境变化的长期影响[17]。植物大小、生物量和功能之间的关系通常取决于化学计量组成及其在代谢活跃组织与结构组织间的分配。作为支撑结构的茎需要富含C的低营养物质，而快速生长的物种则在富含P的核糖体RNA上进行投资，以将光合产物快速转化为生长[18]。器官化学计量模式在多大程度上对环境条件作出反应，或哪些植物器官在环境中拥有相对固定的元素组成，以执行其功能，仍是一个需要解决的问题。因此，为了更好的从元素与植物功能的角度理解生态化学计量，有必要研究不同植物组织(而非以叶为中心)中C:N:P对环境变化的响应。

西北干旱荒漠区是典型生态脆弱区和敏感区，水分和N素是制约该区域植物生长的重要因子。黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)作为区域荒漠治理中生态适应性与综合效益俱佳的植物[19]，对荒漠生境物种更新、群落重建以及生态系统生产力具有重要影响。氮磷添加可改善植物生长、提高群落生产力，研究荒漠植物对氮磷添加的响应对植被恢复和荒漠生态系统生产力的维持具有重要意义。大多数关于植物器官化学计量的研究主要集中在氮添加方面，而忽略了磷含量以及氮磷比。鉴于根茎等器官C、N、P的重要性，以及有关荒漠植物对氮磷添加的化学计量响应的有限信息，本文以黑果枸杞为研究对象，通过田间养分添加实验，研究黑果枸杞C:N:P化学计量学特征对氮磷添加比例和添加量的响应，比较器官间化学计量特征的差异，对于解释器官功能，认识异质生境下荒漠植物的生存适应策略至关重要，有助于西北干旱荒漠区生态系统的保育、恢复与可持续管理。

1 材料与方法

试验在石羊河下游民勤绿洲进行，施肥前测定表层(0~20 cm)沙质壤土的基本理化性质为：土壤水分含量12.79%(w/w)，pH值8.58，有机质含量10.47 $g\cdot kg^{-1}$、全氮含量0.75 $g\cdot kg^{-1}$、全磷含量0.66 $g\cdot kg^{-1}$，碱解氮含量47.49 $mg\cdot kg^{-1}$，速效磷含量12.72 $mg\cdot kg^{-1}$。

1.1 试验材料与设计

试验以3 a生黑果枸杞为材料，采用沟垄式种植，沟宽0.8 m，垄宽1.8 m，株距0.7 m，每沟种植2行，种植密度10989株$\cdot hm^{-2}$。试验参照Güsewell[20]的方法设3个氮磷添加比例和3个氮磷添加水平，共9个处理组合。3个氮磷添加比例为5:1、15:1、45:1，分别代表N限制、N、P共同限制和P限制3种情况。氮磷添加水平以纯N为依据(P_2O_5添加量按设计N/P计算)分别为16.48 $kg\cdot hm^{-2}$、49.45 $kg\cdot hm^{-2}$和148.35 $kg\cdot hm^{-2}$。N肥以尿素(N 46%)为N源，P肥以过磷酸钙(P_2O_5 18%)为肥料，于4月中上旬单株穴施，施肥后及时灌水。每个处理设置3次重复，共计27个小区。

1.2 样品采集与指标测定

7月初在每个小区选取生长势相近的植株5株，每个植株截取5个同级分枝，取枝条中部无虫害的完全展开叶片，采摘同级分枝的成熟果实，采用挖掘法获取相应植株的地下根系，带回实验室清洗后分为粗根(直径≥2 mm)和细根(直径<2 mm)，将获取的粗根、细根、茎、叶和果实在105 ℃下杀青0.5 h后，于70 ℃烘箱中烘干至恒质量，再粉碎过100目筛，用于C、N、P含量的测定。同时采集黑果枸杞植株冠幅下方土样，风干过100目筛。植物和土壤有机碳、全氮、全磷分别采用重铬酸钾氧化外加热法、凯氏定氮法、钼锑抗比色法测定[21]，测定结果均以单位质量的养分含量表示($mg\cdot g^{-1}$)。

1.3 数据处理

利用双因素方差分析检验不同氮磷添加量和比例及其交互效应对黑果枸杞器官C、N、P含量及计量比特征的影响；利用单因素方差分析检验同一

添加量或比例下不同器官的C:N:P计量比的差异；多重比较利用Duncan法。数据统计与分析运用SPSS 18.0完成，绘图采用GraphPad Prism 8。

2 结果与分析

2.1 黑果枸杞器官化学计量特征对氮磷添加的响应

2.1.1 黑果枸杞根系化学计量特征对氮磷添加的响应 氮磷添加比例对粗根C、P含量、碳磷比(C/P)和N/P产生显著或极显著影响；氮磷添加量对粗根N、P含量、C/P和碳氮比(C/N)产生显著或极显著影响；氮磷添加比例与添加量的交互作用对粗根C、N、P含量和C/P、N/P产生显著或极显著影响(表1)。同一氮磷添加比例或添加量水平下，粗根C、N、P含量及比值随氮磷添加量或添加比例未呈现一致的变化规律(图1)。氮磷添加比为5:1时，粗根C、N含量随氮磷添加量的增加而降低，粗根P含量随氮磷添加量先升高后降低；氮磷添加比为15:1时，粗根C/P先降低后增加，中氮磷添加量显著低于高、低添加量水平。中氮磷添加量水平下，粗根N含量、C/P和N/P随氮磷添加比例的提高显著增加，氮磷添加比(45:1)较氮磷添加比(5:1)分别增加了13.4%、65.9%、87.4%；粗根P含量和C/N随N/P的提高显著降低，氮磷添加比(45:1)较氮磷添加比(5:1)分别降低了39.0%和11.3%。黑果枸杞粗根N、P含量和N/P的范围分别为19.1~24.7 mg·g^{-1}、1.2~2.5 mg·g^{-1}、8.4~20.1。

氮磷添加量对细根P含量和N/P产生显著影响，氮磷添加比例及其与添加量间的交互作用对细根P含量、C/P和N/P均产生显著或极显著影响(表1)。同一氮磷添加比例下，细根C、N含量和C/N随氮磷添加量无显著变化，细根P含量随氮磷添加量增加，C/P和N/P变化规律一致，氮磷添加比为5:1和45:1时，细根C/P和N/P随氮磷添加量先降低后升高；氮磷添加比为15:1时呈相反趋势。同一氮磷添加量水平下，细根C、N含量和C/N随氮磷添加比例无显著变化，P含量随氮磷添加比的提高显著降低，C/P和N/P随氮磷添加比的提高显著增大(图2)。细根C、N、P含量和N/P的均值分别为367.5 mg·g^{-1}、27.2 mg·g^{-1}、1.8 mg·g^{-1}和16.0。

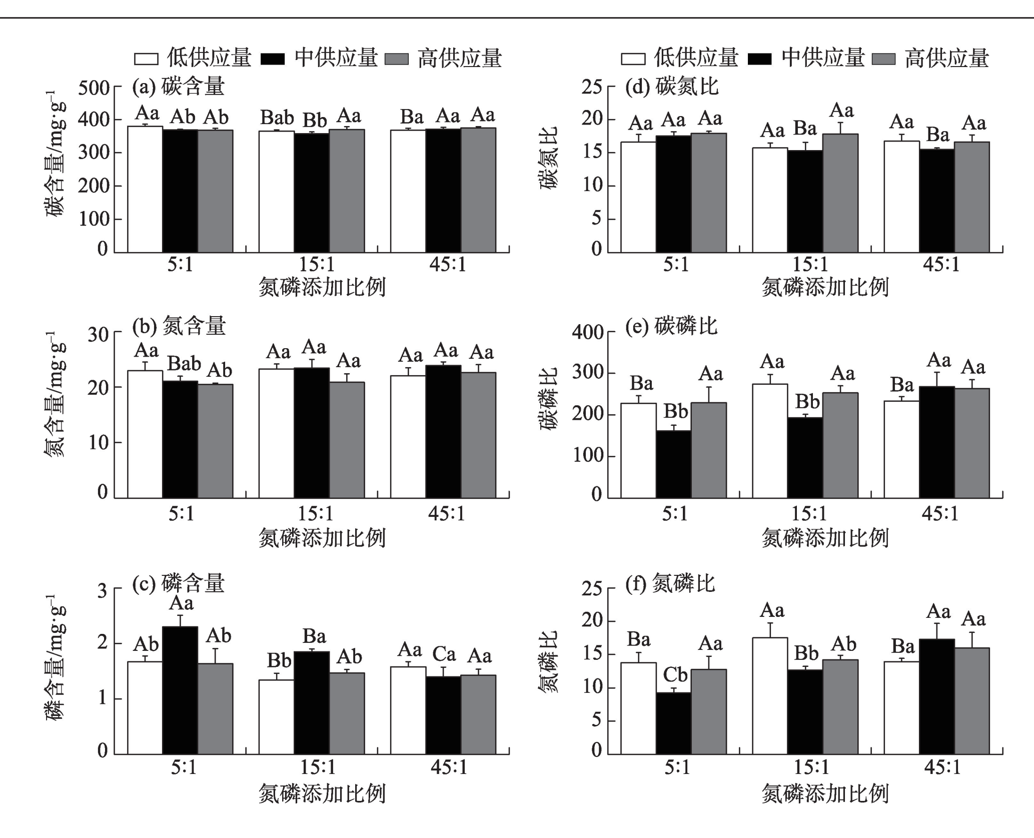
2.1.2 黑果枸杞茎化学计量特征对氮磷添加的响应 氮磷添加比例极显著影响了茎N含量、C/N和N/P(P<0.001)，氮磷添加量显著影响了茎C含量和N/P(P<0.05)；氮磷添加比例与添加量的交互作用显著影响了茎P含量、C/P和N/P(P<0.05)(表1)。同一氮磷添加比例下，茎C含量随氮磷添加量的增加

表1 氮磷添加对黑果枸杞器官化学计量特征影响的双因素方差分析

Tab. 1 Results of two-way ANOVA of effects of N:P supply ratio and supply level additions on ecological stoichiometry characteristics of *Lycium ruthenicum*

器官		碳(C)	氮(N)	磷(P)	碳氮比(C/N)	碳磷比(C/P)	氮磷比(N/P)
粗根	添加比(SR)	6.057*	2.409	14.701***	3.254	11.032**	13.070***
	添加量(SL)	2.675	3.991*	12.135***	4.433*	9.045**	3.467
	SR×SL	3.033*	3.014*	5.595**	1.743	6.060**	6.381**
细根	添加比(SR)	2.948	0.134	38.262***	0.968	43.815***	39.461***
	添加量(SL)	1.804	1.660	3.720*	1.148	3.018	4.003*
	SR×SL	0.372	1.986	3.116*	1.704	5.388**	5.487**
茎	添加比(SR)	2.079	27.483***	3.215	14.645***	5.688*	20.576***
	添加量(SL)	3.859*	3.171	1.106	3.115	0.484	3.718*
	SR×SL	0.719	2.128	4.177*	1.876	4.454*	5.984**
叶片	添加比(SR)	40.322***	40.322***	6.078*	27.716***	5.361*	24.521***
	添加量(SL)	0.360	4.076*	4.112*	3.949*	4.087*	2.478
	SR×SL	4.267*	1.579	2.170	1.673	1.708	3.296*
果实	添加比(SR)	0.964	0.612	10.709**	15.620***	11.660**	28.414***
	添加量(SL)	4.849	34.725***	1.899	15.940***	2.958	4.559*
	SR×SL	0.280	4.145*	6.031**	4.462*	5.138**	4.594*

注：表中结果为双因素方差分析得到的各处理F值和显著性水平；*、**、***分别表示在P<0.05、P<0.01、P<0.001水平上显著。下同。



注：不同大写字母表示同一供应量下不同氮磷比(N/P)间差异显著不同，不同小写字母表示同一氮磷比(N/P)不同供应量水平间差异显著(P<0.05)。下同。

图1 氮磷添加对黑果枸杞粗根化学计量特征的影响

Fig. 1 Effects of N and P additions on coarse roots stoichiometric characteristics of *Lycium ruthenicum*

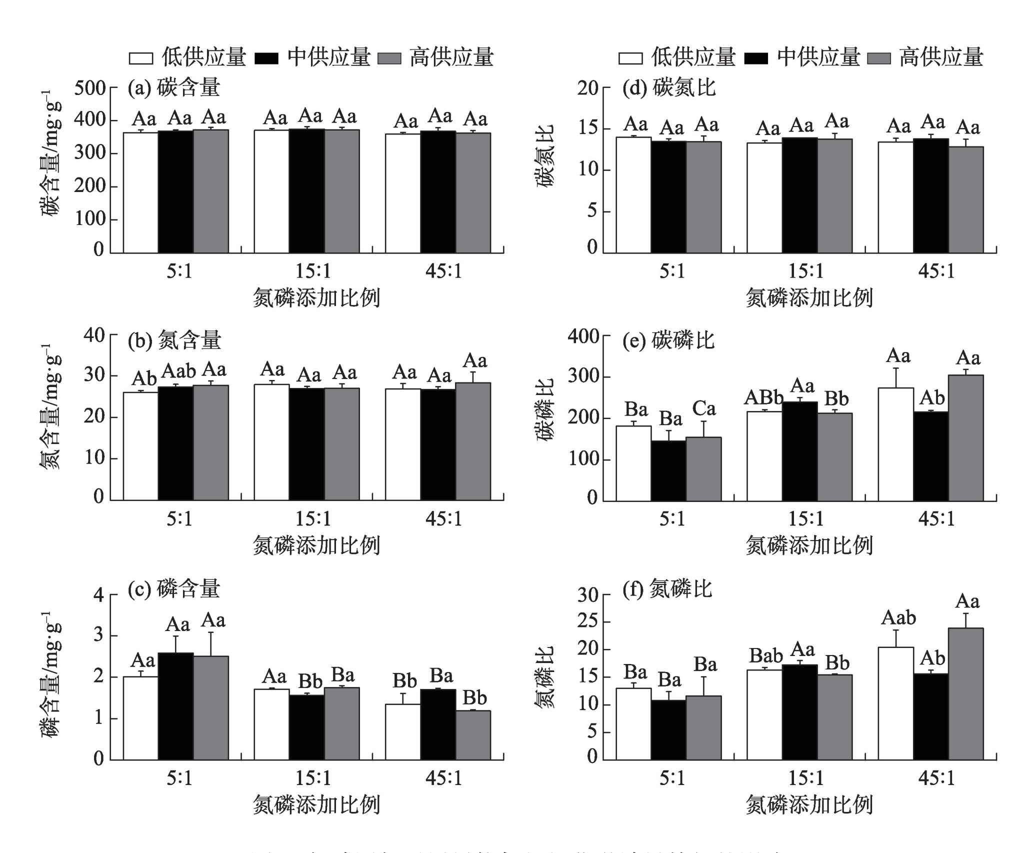


图2 氮磷添加对黑果枸杞细根化学计量特征的影响

Fig. 2 Effects of N and P additions on fine roots stoichiometric characteristics of *Lycium ruthenicum*

先升高后降低，茎N、P含量随氮磷添加量的增加无一致规律(图3)。氮磷添加比为5:1时，茎N含量、C/P和N/P随氮磷添加量的增加而降低，茎P含量和茎C/N随氮磷添加量的增加而增加。同一氮磷添加量水平下，茎N含量随氮磷添加比例的提高基本呈先升高后降低的趋势，中、高添加水平显著高于低添加水平；高添加量水平下，茎P含量随氮磷添加比的提高显著降低；茎N/P随氮磷添加比的提高而增大。茎平均N、P含量和N/P分别为15.8 mg·g^-1^、1.6 mg·g^-1^和9.8。

2.1.3 黑果枸杞叶片化学计量特征对氮磷添加的响应 氮磷添加比例对叶片C、N、P含量及其计量比均产生显著或极显著影响(P<0.05)；氮磷添加量对叶片N、P含量、C/N和C/P均产生显著影响(P<0.05)；添加比与添加量的交互作用仅对叶片C含量和N/P产生显著影响(P<0.05)(表1)。同一氮磷添加比例下，叶片N、P含量随氮磷添加量的增加呈先增加后减小的变化趋势(图4)，C含量无明显变化。氮磷添加比为15:1时的叶片N含量(36.2 mg·g^{-1})较氮磷添加比(5:1)高8.2%，叶片C/N、C/P、N/P无一致变化规律；氮磷添加比为15:1和45:1时，叶片C/N、C/P随氮磷添加量增加先降低后升高，N/P则呈降低趋势。同一氮磷添加量水平下，随氮磷添加比的提高，叶片C含量先降低后升高，叶片N含量和N/P增加，叶片P含量和C/N呈降低趋势。低、中添加量下的C/N随氮磷添加比的提高显著降低。黑果枸杞叶片N、P含量和N/P的范围分别为32.3~38.0 mg·g^{-1}、1.6~2.1 mg·g^{-1}、15.2~22.6。

2.1.4 黑果枸杞果实化学计量特征对氮磷添加的响应 氮磷添加比例对黑果枸杞果实P含量和C/N、C/P、N/P均产生极显著影响(P<0.01)；氮磷添加量极显著影响了果实N含量和C/P(P<0.01)；添加比与添加量的交互作用对果实N、P含量、C/P和N/P产生显著影响(P<0.05)(表1)。果实C含量均未随氮磷添加比例和添加量发生显著变化，N含量和N/P随氮磷添加量的增加而增加，P含量和C/N随氮磷添

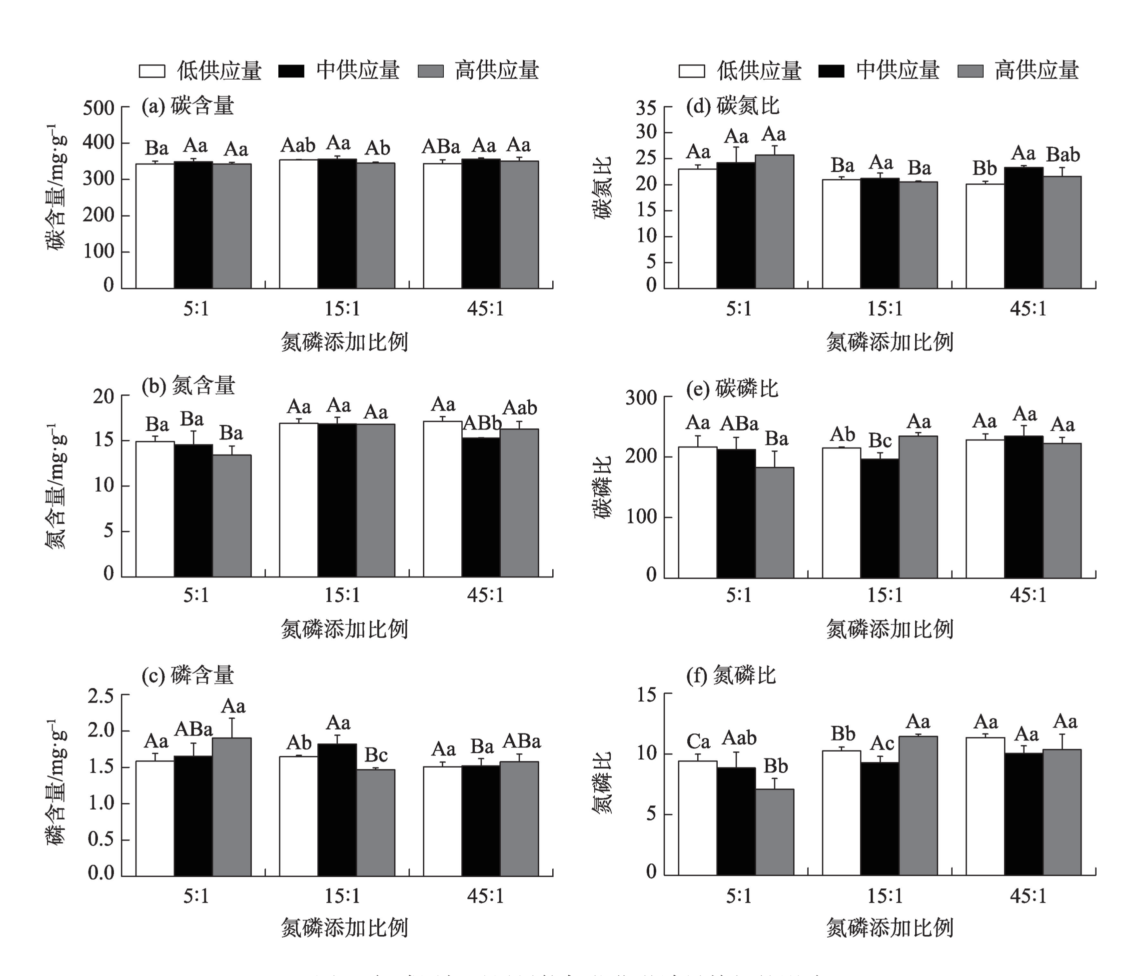


图3 氮磷添加对黑果枸杞茎化学计量特征的影响

Fig. 3 Effects of N and P additions on stem stoichiometric characteristics of *Lycium ruthenicum*

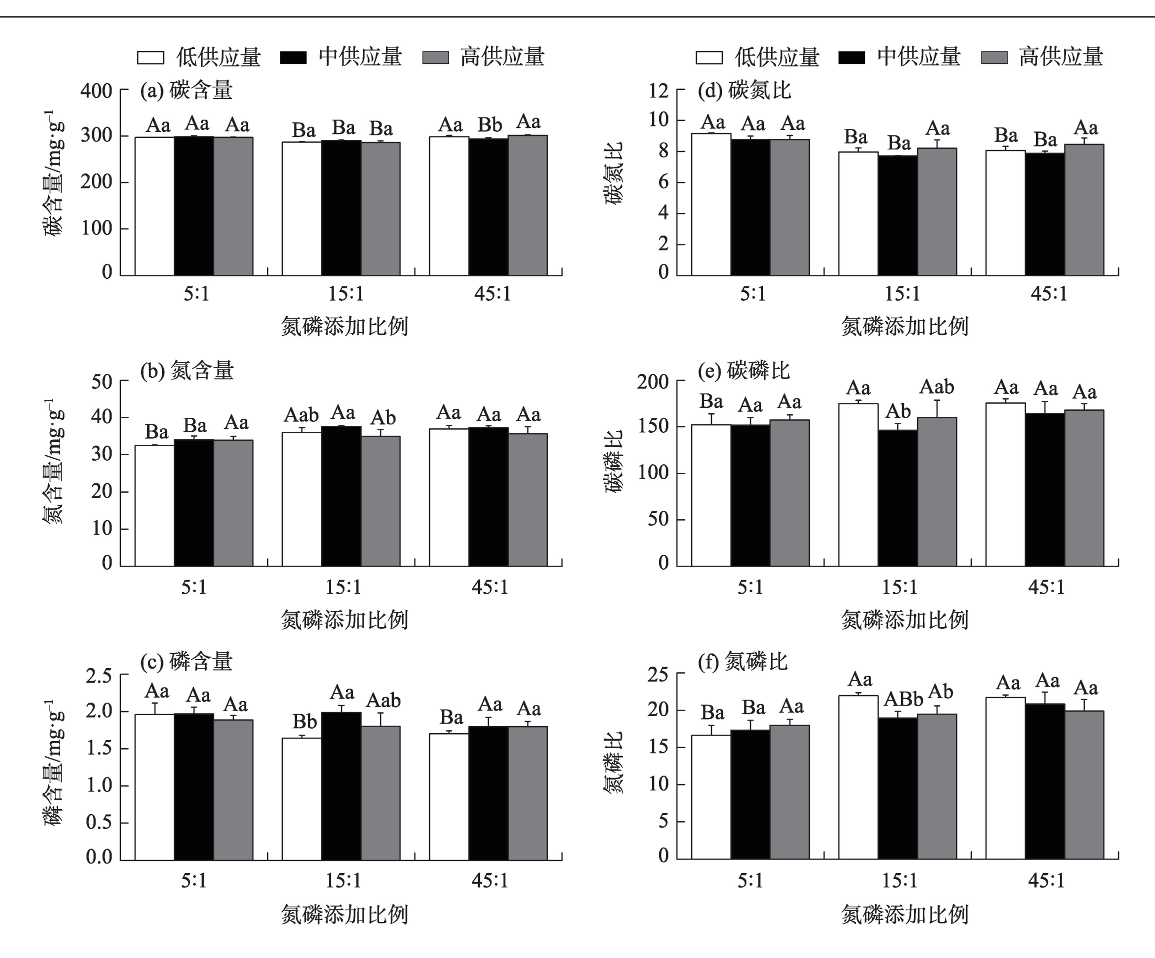


图4　氮磷添加对黑果枸杞叶片化学计量特征的影响

Fig. 4　Effects of N and P additions on leaf stoichiometric characteristics of *Lycium ruthenicum*

加量的增加总体呈降低趋势(图5)。同一添加量水平下，果实N含量、C/P和N/P随氮磷添加比例的提高而增加，低氮磷添加量水平下，氮磷添加比(45:1)的果实N含量和N/P较氮磷添加比(5:1)和(15:1)分别高39.0%、81.5%和22.6%、18.4%，氮磷添加比(5:1)的果实P含量和C/N较氮磷添加比(15:1)和(45:1)分别高36.4%、11.0%和31.9%、36.0%。平均果实N、P含量和N/P分别为20.2 mg·g^{-1}、1.9 mg·g^{-1}和10.4。

2.2　土壤化学计量学特征对氮磷添加的响应

氮磷添加量显著作用于土壤全磷($P<0.05$)，氮磷添加比例对土壤全氮、土壤C/N和土壤N/P产生极显著的影响($P<0.001$)，对土壤全磷产生显著作用($P<0.05$)，氮磷添加量和添加比的交互作用对土壤全氮产生显著作用($P<0.05$)(表2)。

土壤C、N、P含量和C/N、C/P、N/P的范围分别为4.93~7.03 g·kg^{-1}、0.53~0.81 g·kg^{-1}、0.52~0.76 g·kg^{-1}、6.54~12.62、7.47~11.55、0.72~1.46。氮磷添加量和添加比例对土壤有机碳、全氮和全磷含量、C/N、C/P和N/P的影响无一致的规律性(图6)。有机碳含量在低、中添加量水平下随氮磷添加比例的提高呈先增加后降低的趋势；全氮含量随氮磷添加量的增加和氮磷添加比的提高而增大；全磷含量随氮磷添加比的提高和氮磷添加量的增加而降低。平均土壤有机碳、全氮和全磷含量、C/N、C/P和N/P分别为5.94 g·kg^{-1}、0.64 g·kg^{-1}、0.63 g·kg^{-1}、9.42、9.47和1.02。

不同氮磷添加比处理下土壤的C/N、C/P和N/P差异较大。土壤C/N最高(10.8)在氮磷添加比为(5:1)时的中添加量水平，最低(7.8)在氮磷添加比为45:1时的中添加量水平。最高的C/P(10.2)和N/P(1.3)发生在氮磷添加比(45:1)时的中添加量水平，而最低的C/P(8.5)和N/P(0.9)在氮磷添加比为5:1时的高、中添加量水平下。

2.3　黑果枸杞化学计量学特征的器官差异性

C、N、P含量及其计量比在黑果枸杞器官间的差异性各不相同(图7)。对C含量而言，粗根C含量>细根C含量>果实C含量>茎C含量>叶C含量；对于N含量，叶N含量较茎N含量、果实N含量、粗根和细根N含量分别高124.6%、75.8%、58.9%和

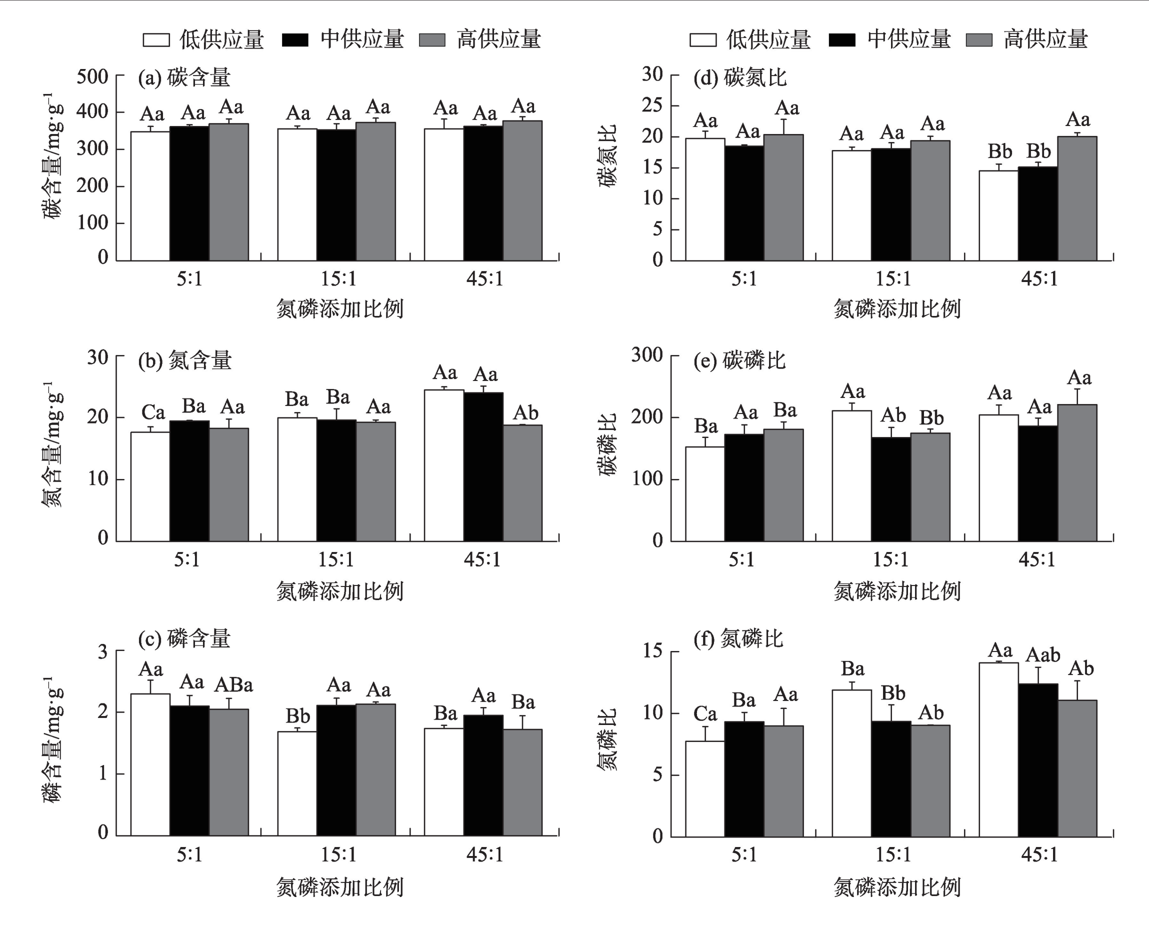


图5 氮磷添加对黑果枸杞果实化学计量特征的影响

Fig. 5 Effects of N and P additions on fruit stoichiometric characteristics of *Lycium ruthenicum*

表2 氮磷添加对黑果枸杞土壤化学计量特征影响的双因素方差分析

Tab. 2 Results of two-way ANOVA of effects of N:P supply ratio and supply level additions on soil ecological stoichiometry characteristics of *Lycium ruthenicum*

氮磷添加处理	有机碳	全氮(TN)	全磷(TP)	碳氮比(C/N)	碳磷比(C/P)	氮磷比(N/P)
添加比(SR)	0.522	51.818^{***}	4.472^{*}	25.262^{***}	2.402	35.066^{***}
添加量(SL)	1.105	3.225	4.634^{*}	1.673	2.716	1.078
SR×SL	1.786	3.191^{*}	0.551	2.839	0.276	1.853

30.3%,器官间差异显著;对于P含量,果实P含量>叶P含量>细根P含量>茎P含量>粗根P含量。叶片的C/N(8.33)显著低于其他器官。粗根、细根、茎和果实C/P显著高于叶片C/P(161.01);叶片N/P显著高于茎、粗根、细根、果实的N/P,分别高98.3%、37.3%、21.2%和86.2%。

3 讨 论

3.1 氮磷供应条件对黑果枸杞生态化学计量学特征的影响

化学计量特征反映了植物利用C、N、P的能力,而C、N、P易受环境变化的影响[10]。植物N和P来源于土壤,因此植物C、N、P化学计量特征的变化可反映土壤养分限制、动态特征以及植物对局部养分限制的适应性[22]。Jing等[23]研究发现氮添加显著增加了油松幼苗叶片和根系的C、N含量和茎叶N/P以及根系C/P;Cui等[24]的研究结果表明氮添加显著增加了温带草原主要物种叶片N、P含量,降低了叶片的C/N和C/P。本研究中,氮磷添加显著增加了黑果枸杞茎叶N含量,根茎叶的P含量随氮磷添加比例的提高而降低,然而氮磷添加未显著改变各器官中的C含量,导致黑果枸杞器官的C/P,N/P和C/N比值发生了变化,这些现象与以往的研究一致[2],氮磷添加对不同器官全碳含量的影响较小,主要是由于C是

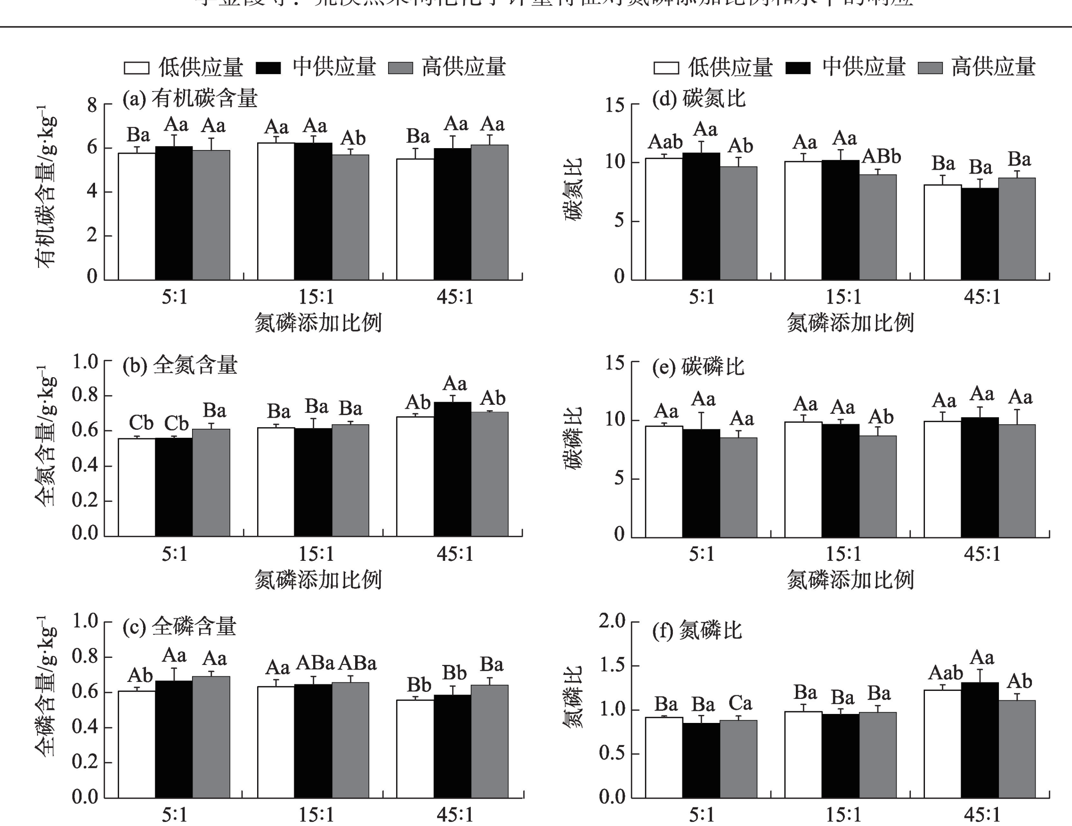
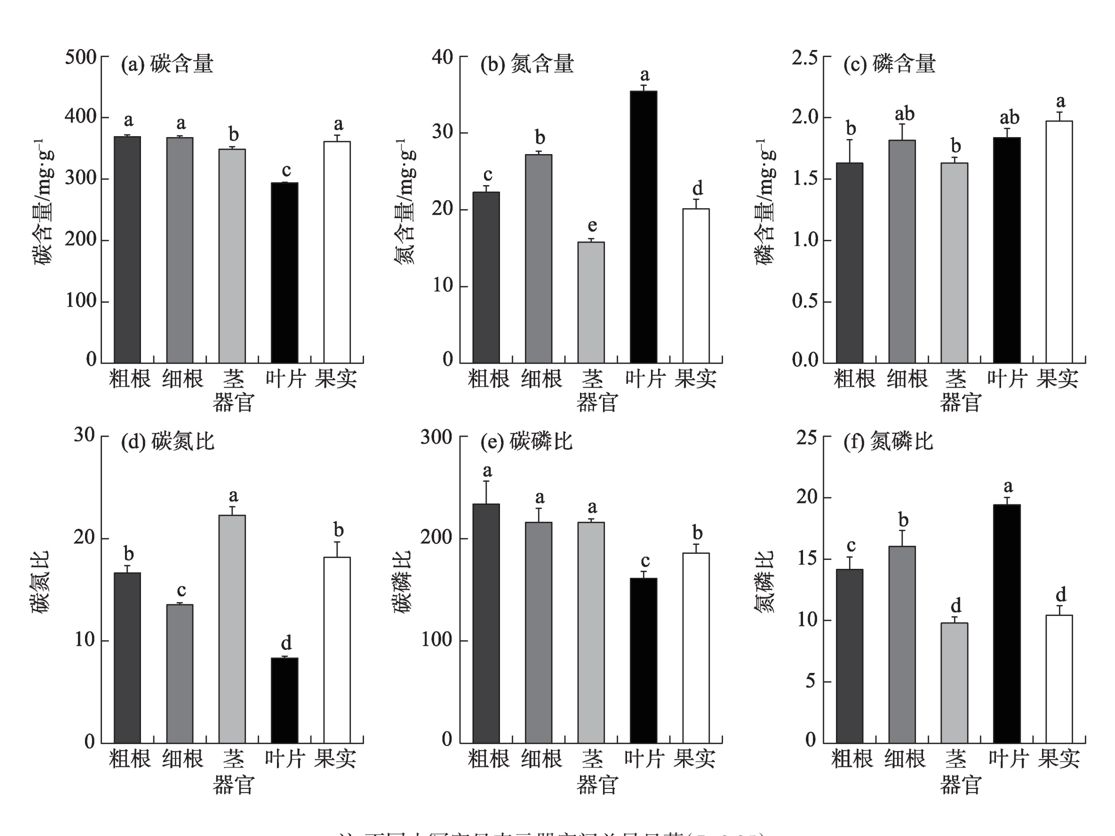


图6 氮磷添加对土壤化学计量特征的影响

Fig. 6 Effects of N and P additions on soil stoichiometric characteristics



注:不同小写字母表示器官间差异显著(P<0.05)。

图7 黑果枸杞化学计量特征的器官间差异

Fig. 7 Comparison of stoichiometric characteristics of different organs in *Lycium ruthenicum*

构成植物体的构造性元素[25]，在植物体内发挥骨架作用，受环境变化的影响较小。本实验中，黑果枸杞叶片N含量随氮磷添加比的提高而增加，叶片P含量随氮磷添加比的提高而降低，一方面由于高氮磷添加比下土壤P受限，另一方面也有可能是施肥后植物生物量增加导致对吸收养分的稀释作用[26]。Mo等[27]指出，氮添加显著增加了茎P含量，但对N和N/P没有显著影响。从N限制到N丰富的环境，黑果枸杞茎N含量和N/P增大，P含量降低，说明高氮添加导致的P限制环境影响了茎的N、P含量。

由于植物长期适应非生物和生物特异性环境，因此元素化学计量在特定特征或策略下进行了进化权衡，动态平衡是生物体控制其内部元素组成的能力，最终保持自身N/P稳定[28]，植物物种在其化学计量稳定性和一定程度的灵活性之间也会进行权衡。本研究中，黑果枸杞对氮磷添加比例和添加量做出响应，在N限制或P限制条件下，氮磷添加量不同时，体现不同比例的元素，是由于它们对当前环境变化的灵活反应所致，表明养分分配和向不同器官的重新分配能力高[29]，而某种程度的灵活性可以避免直接竞争，提高竞争优势，对于植物物种的成功是必需的[30]。尽管黑果枸杞根、茎、叶片和果实的N、P含量对养分添加有较明显的响应，但它们的N/P分别保持在9~17、6~11、15~22和7~14之间，而在较高的N、P添加水平，根、茎、叶和果实的N/P也基本维持在10~17、6~11、17~22和7~12左右，养分利用方式较为保守[31]，体现了化学计量稳定性。相对稳定的C:N:P化学计量关系可能有助于维持较高的元素内部平衡和对变化环境的低敏感性[32]。黑果枸杞生长在N、P养分极度匮乏的干旱区域，N/P的相对稳定也可能与维持植物生存的最低量有关，这可能是荒漠植物为应对贫瘠环境进化出的生存策略。

N/P被公认为是植物应对环境营养状况变化的有效指标[33]，C/N和C/P代表N、P的利用效率和C固定与N、P同化的稳态调节[34]，可用全碳、全氮和全磷含量的变化及其相互作用去解释C:N:P的变化。土壤和植物中的C:N:P化学计量在一定程度上表明了植物生长的营养限制类型[35]，通常，高C/N和低N/P比代表N限制，C/P和N/P比例高代表P限制，因此土壤和植物中的C:N:P化学计量被认为与植物的N和P利用策略紧密相关[10]。由于不同器官组织结构和功能的分化，黑果枸杞根、茎、叶和果实C/N存在显著差异，与梁星云[36]的研究结果一致。meta分析表明，氮添加显著降低了木本和草本植物的叶片C/N[37]，模拟氮沉降增加了细根N含量，但未影响C含量，因此降低了细根C/N[38]。本实验中，氮磷添加量的增加显著提高了黑果枸杞各器官的N/P，氮磷添加比例为5:1时，各器官C/N高、N/P低，说明此时黑果枸杞具有较高的N保持能力；氮磷添加比例为45:1时，不同器官的C/N较低、C/P和N/P较高，具有较高的P保持能力，与其他研究一致[39]。也有相关研究发现N添加同时或单独增加或减少了根茎叶的N/P[40-41]，因此N的添加对植物化学计量的影响可能取决于土壤N含量，气候，植被类型等多种因素[42]。黑果枸杞通过调整养分保存策略以抵消元素化学计量的变化，并有助于最大程度地减少其对土壤养分的依赖性。

3.2 黑果枸杞生态化学计量学特征与器官功能间的关联

植物器官具有多种生物学功能，确保了植物的正常生长和成功繁殖[43]。根系的资源吸收，茎的支撑和水力过程，叶片的光合C固定，种子的有性繁殖以及无性系器官(根茎)的营养再生和资源储存等过程的执行取决于器官的形式、数量和元素组成。元素分配包括特定器官内不同营养元素的战略性分配以及器官之间相同营养元素的分配，反映了植物对不同器官的相对投资，N、P等限制资源的分配是植物适应环境变化的重要策略。许多研究发现不同器官的化学计量存在差异[43]，本研究中氮磷添加显著改变了黑果枸杞根、茎、叶和果实的C、N、P元素含量和化学计量比，化学计量特征体现出明显的器官差异性。营养素(N和P)可限制植物的生长，并在植物功能中发挥重要作用，植物器官在生长中执行不同的功能导致其对N和P的要求不同。叶片的功能执行取决于细根吸收的养分，研究表明叶片N、P含量和N/P高于其他器官，本研究结果与之一致，主要由于具有高代谢和光合作用活性的叶片含有大量富含N的Rubisco，同时干旱环境中的植物趋向于在叶片中具有更高的养分浓度。黑果枸杞叶片N含量(35.43 $mg\cdot g^{-1}$)明显高于全球、全国和北方典型荒漠及荒漠化地区的平均水平(分别为20.1 $mg\cdot g^{-1}$、20.2 $mg\cdot g^{-1}$和24.45 $mg\cdot g^{-1}$)[44]，但叶片P含量和N/P的均值(1.84 $mg\cdot g^{-1}$和19.42)接近全球、

全国和北方典型荒漠及荒漠化地区水平（分别为 1.77 mg·g^{-1}、1.46 mg·g^{-1}、1.74 mg·g^{-1}和13.8、16.3、15.77）[45]，说明叶片N/P具有一定的保守性。茎是连接叶和根的重要中介，并通过促进养分和水的运输去支持根与叶的功能。茎中一定量的N和P投资可用以支持高速率的光合产物运输和光合活性。但个体水平上黑果枸杞茎比叶片和细根具有更少的营养成分。研究表明茎C含量、C/N和C/P与其他器官相比较高[46]，黑果枸杞茎研究结果与之一致，说明富含木质素的结构器官更需要富含C的低营养物质，反映了个体在支持结构上的高C投资[18]。在表征植物的生态策略时，分配给生殖组织的养分数量起着核心作用。黑果枸杞果实具有较高的P含量，体现出繁殖器官的养分需求和代谢活性。

本研究还发现黑果枸杞根系C含量、C/N和C/P随根系直径的增加而增加，根系N、P含量和N/P随根直径的增加而减少，这与马玉珠等[47]的结果一致。不同直径的根在形态、解剖和生理特征等方面体现出差异性，而这种差异同样适用于根系的化学计量特性。细根的生长取决于叶片固定的碳水化合物，在代谢上最活跃，参与水分和养分的捕获，作为C固存的关键要素，在陆地生态系统的养分循环中起重要作用[48]。根的化学计量可能与相应直径根的生理功能一致，许多研究表明细根具有较高的N含量，表现出更高的呼吸速率和周转率以及对养分的主动吸收，与细根相比低N含量的粗根执行输送水分、储存养分的功能，具有较低的呼吸速率和周转率[49]，本研究结果与之相符。黑果枸杞细根N含量较粗根高22.0%，代表相对较高的C成本和养分收益，而粗根表现出最高的C含量和C/P，这些变化改变了地下C分配，进而改变了植物的生长策略和生态系统中的C循环[50]。黑果枸杞细根N、P含量较茎N、P含量分别高72.4%和11.4%，说明细根由于具有高的新陈代谢活性，与茎相比受N的约束更大，N需求更高，需要分配大量的N去合成主动吸收土壤养分的载体酶[51]。另外，荒漠植物由于适应干旱生境，倾向于在其细根上投入更多的N和P，增加水分和养分的利用率。作为用于植物吸收养分的地下叶片类似物，细根N、P浓度出现与叶片相似的现象，显示代谢活跃器官比非代谢活跃器官需要更多的N和P。

4 结论

（1）氮磷添加主要通过改变器官N、P含量而影响黑果枸杞植株的生长，但各器官N/P维持在相对稳定的水平，黑果枸杞通过调整养分保存策略以保守的养分利用方式抵消元素化学计量的变化。

（2）黑果枸杞器官化学计量特征体现出器官功能差异性，体现了个体在高新陈代谢活性组织的较高养分收益和对存储、支持结构的高C投资，显示代谢活跃器官（叶片、细根、果实）比结构器官（茎、粗根）需要更多的N和P。

参考文献（References）

[1] 周欣, 左小安, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地不同生境植物及叶片的C、N元素计量特征[J]. 干旱区地理, 2015, 38(3): 565−575. [Zhou Xin, Zuo Xiao'an, Zhao Xueyong, et al. Ecological stoichiometry of plant and leaf carbon and nitrogen in different habitats of Horqin Sandy Land[J]. Arid Land Geography, 2015, 38(3): 565−575.]

[2] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[3] 李从娟, 徐新文, 孙永强, 等. 不同生境下三种荒漠植物叶片及土壤C、N、P的化学计量特征[J]. 干旱区地理, 2014, 37(5): 996−1004. [Li Congjuan, Xu Xinwen, Sun Yongqiang, et al. Stoichiometric characteristics of C, N, P for three desert plants leaf and soil at different habitats[J]. Arid Land Geography, 2014, 37(5): 996−1004.]

[4] Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, et al. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe[J]. Nature Communications, 2013, 4(1): 2934, doi: 10.1038/ncomms3934.

[5] Imran M, Gurmani Z A. Role of macro and micro nutrients in the plant growth and development[J]. Science, Technology and Development, 2011, 30(3): 36−40.

[6] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems[J]. New Phytologist, 2012, 193(3): 696−704.

[7] Huang W J, Houlton B Z, Marklein A R, et al. Plant stoichiometric responses to elevated CO_2 vary with nitrogen and phosphorus inputs: Evidence from a global-scale meta-analysis[J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 1−8.

[8] Liu J X, Fang X, Deng Q, et al. CO_2 enrichment and N addition increase nutrient loss from decomposing leaf litter in subtropical model forest ecosystems[J]. Scientific Reports, 2015(5): 7952, doi: 10.1038/srep07952.

[9] Zhang S B, Zhang J L, Slik J W F, et al. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment[J]. Global Ecology & Biogeography, 2012, 21(8): 809−818.

[10] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives[J]. Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics, 2012, 14(1): 33−47.

[11] 孙小妹, 何明珠, 周彬, 等. 霸王根茎叶非结构性碳与C:N:P计量特征对干旱的响应[J]. 干旱区地理, 2021, 44(1): 240−249. [Sun Xiaomei, He Mingzhu, Zhou Bin, et al. Non-structural carbohydrates and C:N:P stoichiometry of roots, stems, and leaves of *Zygophyllum xanthoxylon* in responses to xeric condition[J]. Arid Land Geography, 2021, 44(1): 240−249.]

[12] Zhao W Q, Reich P B, Yu Q N, et al. Shrub type dominates the vertical distribution of leaf C:N:P stoichiometry across an extensive altitudinal gradient[J]. Biogeoences, 2018, 15: 2033−2053.

[13] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants[J]. The American Naturalist, 2006, 168(4): E103−22, doi: 10.1086/507879.

[14] Agren G. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities[J]. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 2008, 39(1): 153−170.

[15] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry[J]. Plant Biology, 2014, 16(5): 897−907.

[16] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2010, 164(2): 243−266.

[17] Xu Z H, Chen C R, He J Z, et al. Trends and challenges in soil research 2009: Linking global climate change to local long-term forest productivity[J]. Journal of Soils and Sediments, 2009, 9(2): 83−88.

[18] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, et al. Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. New Phytologist, 2010, 186(3): 593−608.

[19] 王春成, 马松梅, 张丹, 等. 柴达木野生黑果枸杞的空间遗传结构[J]. 植物生态学报, 2020, 44(6): 661−668. [Wang Chuncheng, Ma Songmei, Zhang Dan, et al. Spatial genetic structure of *Lycium ruthenicum* in the Qaidam Basin[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(6): 661−668.]

[20] Güsewell S. High nitrogen: Phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges[J]. New Phytologist, 2005, 166(2): 537−550.

[21] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2007: 268−270, 389−391. [Bao Shidan. Soil agro-chemistrical analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2007: 268−270, 389−391.]

[22] Aerts R, Chapin F. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns[J]. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1−67.

[23] Jing H, Zhou H X, Wang G L, et al. Nitrogen addition changes the stoichiometry and growth rate of different organs in *Pinus tabuliformis* seedlings[J]. Frontiers in Plant Science. 2017, 8: 1922, doi: 10.3389/fpls.2017.01922.

[24] Cui Q, Xiao T L, Wang Q B, et al. Nitrogen fertilization and fire act independently on foliar stoichiometry in a temperate steppe[J]. Plant & Soil, 2010, 334(1): 209−219.

[25] 石贤萌, 杞金华, 宋亮, 等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林两种优势幼苗C、N、P化学计量特征及其对N沉降增加的响应[J]. 植物生态学报, 2015, 39(10): 962−970. [Shi Xianmeng, Qi Jinhua, Song liang, et al. C, N and P stoichiometry of two dominant seedlings and their responses to nitrogen additions in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 962−970.]

[26] 余华, 潘宗涛, 陈志强, 等. 氮添加对侵蚀退化红壤化学性质及芒萁叶功能性状的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26(4): 1−11. [Yu Hua, Pan Zongtao, Chen Zhiqiang, et al. Effects of nitrogen addition on soil chemical properties and leaf functional traits of *Dicranopteris dichotoma* in the red soil erosion area of southern China[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2020, 26(4): 1−11.]

[27] Mo Q F, Zou B, Li Y W, et al. Response of plant nutrient stoichiometry to fertilization varied with plant tissues in a tropical forest[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 14605, doi: 10.1038/srep14605.

[28] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000, 408(6812): 578−580.

[29] Sistla S A, Schimel J P. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change[J]. New Phytologist, 2012, 196(1): 68−78.

[30] Sardans J, Peñuelas J. Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: The optimum "biogeochemical niche"[J]. Plant Ecology, 2014, 215(4): 441−455.

[31] Persson J, Fink P, Goto A, et al. To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs[J]. Oikos, 2010, 119(5): 741−751.

[32] Huang J Y, Wang P, Niu Y B, et al. Changes in C:N:P stoichiometry modify N and P conservation strategies of a desert steppe species *Glycyrrhiza uralensis*[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 1−9.

[33] Griffiths B S, Spilles A, Bonkowski M. C:N:P stoichiometry and nutrient limitation of the soil microbial biomass in a grazed grassland site under experimental P limitation or excess[J]. Ecological Processes, 2012, 1: 6, doi: 10.1186/2192−1709−1−6.

[34] Wang Z N, Lu J Y, Yang M, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in leaves of differently aged lucerne (*Medicago sativa*) stands[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1062, doi: 10.3389/fpls.2015.01062.

[35] Tian H, Chen G, Zhang C, et al. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data[J]. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139–151.

[36] 梁星云. 长白山阔叶红松林演替系列主要树种叶片功能性状与化学计量学研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017. [Liang Xingyun. Leaf functional traits and ecological stoichiometry of the dominant tree species along forest succession of *Korean pine* and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountain, northeastern China[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.]

[37] Li W B, Jin C J, Guan D X, et al. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 82: 112–118.

[38] Li L, Liu B, Gao X P, et al. Nitrogen and phosphorus addition differentially affect plant ecological stoichiometry in desert grassland [J]. Scientific Reports, 2019, 9: 18673, doi: 10.1038/s41598-019-55275-8.

[39] Zhan S X, Wang Y, Zhu Z C, et al. Nitrogen enrichment alters plant N:P stoichiometry and intensifies phosphorus limitation in a steppe ecosystem[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 134: 21–32.

[40] Chen G T, Tu L H, Peng Y, et al. Effect of nitrogen additions on root morphology and chemistry in a subtropical bamboo forest[J]. Plant Soil, 2017, 412: 441–451.

[41] Mayor J R, Wright S J, Turner B L. Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(1): 36–44.

[42] Kleyer M, Minden V. Why functional ecology should consider all plant organs: An allocation-based perspective[J]. Basic and Applied Ecology, 2014, 16(1): 1–9.

[43] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101 (30): 11001–11006.

[44] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377–385.

[45] 李玉霖, 毛伟, 赵学勇, 等. 北方典型荒漠及荒漠化地区植物叶片氮磷化学计量特征研究[J]. 环境科学, 2010, 31(8): 1716–1725. [Li Yulin, Mao Wei, Zhao Xueyong, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in typical desert and desertified regions, north China[J]. Environmental Science, 2010, 31(8): 1716–1725.]

[46] Li H, Li J, He Y L, et al. Changes in carbon, nutrients and stoichiometric relations under different soil depths, plant tissues and ages in black locust plantations[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(10): 2951–2964.

[47] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159–166. [Ma Yuzhu, Zhong Quanlin, Jin Bingjie, et al. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(2): 159–166.]

[48] Freschet G T, Cornwell W K, Wardle D, et al. Linking litter decomposition of above-and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide[J]. Journal of Ecology, 2013, 101(4): 943–952.

[49] Wang G, Fahey T J, Xue S, et al. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabuliformis*, west China[J]. Oecologia, 2012, 171(2): 583–590.

[50] Wang G L, Liu F. Carbon allocation of Chinese pine seedlings along a nitrogen addition gradient[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 334: 114–121.

[51] Treseder K K, Vitousek P M. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests[J]. Ecology, 2001, 82(4): 946–954.

Response of stoichiometry of desert *Lycium ruthenicum* to N and P addition levels and ratios

LI Jinxia, CHEN Nianlai, SUN Xiaomei, LI Fakui, YU Jieru
(College of Resources and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: The stoichiometric features of plants are important for elucidating the response of biogeochemical and ecological methods to global change. Studying the effects of different nitrogen (N) and phosphorus (P) addition treatments on the ecological stoichiometric characteristics of desert plants can help understand the response of plants to environmental changes from the perspective of stoichiometry and provide ideas for predicting plants and nutrients interactions in the context of global change. Therefore, we used *Lycium ruthenicum* as the material and set up three N, P supply ratios and supply levels and examined the effects of the supply ratio and level on the C:N:P stoichiometric features of various organs. The results indicated that: (1) Nitrogen and phosphorus addition had little impact on the carbon (C) content in various organs. The content of N in the fine roots considerably increased with a rise in N, P supply level. With the increase in N, P supply ratio, the content of N in nonroot organs increased and the content of P in the root system decreased considerably. The interaction between the proportion of N, P supply level and the supply ratio greatly affected the N, P content in roots and fruits as well as the P content in stems. (2) The low N/P treatment decreased organ C/P and increased C/N, whereas the high N/P treatment was the opposite. The N/P of each organ was maintained at a relatively stable level, *Lycium ruthenicum* offset the change in environmental element stoichiometry in a conservative nutrient utilization method by altering the nutrient preservation strategy. (3) Stoichiometric characteristics reflected organ differences. The content of N and N/P in leaves was considerably higher than that in other organs. The content of C/N in stems, C and P in coarse roots, as well as the content of P in fruits was the highest. The NP and N/P contents in fine roots were also higher. Compared with C, metabolically active organs (leaves, fine roots, fruits) require more N and P than structural organs (stems, coarse roots). From the perspective of elements and plant functions, the research findings were helpful in better understanding the response of desert plant stoichiometric properties to nitrogen and phosphorus addition.

Key words: stoichiometry characteristics; N, P supply level; N, P supply ratio; *Lycium ruthenicum*